

УДК 576.895.121.597.654.4

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЕЕ ДИНАМИКА НА РАЗНЫХ
ЭТАПАХ РЕПРОДУКТИВНОГО ПЕРИОДА *PROTEOCEPHALUS*
OSCULATUS (CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE) — ПАРАЗИТА СОМА
*SILURUS GLANIS***

© Л. В. Аникиева, В. Н. Харин

Выявлена дискретная изменчивость четырех признаков *P. osculatus*, характеризующих основные функциональные комплексы цестод: прикрепительный и трофико-репродуктивный. Проведен анализ фенотипического разнообразия *P. osculatus* из 2 выборок, соответствующих разным этапам репродуктивного периода популяции. Высказана гипотеза об адаптивной неравноценности фенотипов к условиям развития.

В популяционной биологии большое внимание уделяется фенетическим исследованиям, позволяющим использовать генетические подходы и принципы при изучении форм, собственно генетический анализ которых затруднен или невозможен. Наиболее полно в настоящее время изучены млекопитающие и рептилии, в меньшей степени — насекомые, рыбы, древесные растения. В ряде обобщающих работ и специальных сборниках представлены материалы по морфологическому разнообразию, изменчивости структуры и выявлению границ популяций свободноживущих видов животных и растений, рассмотрены проблемы феноекологии и микрофилогенеза (Яблоков, 1987; Макоедов, Коротаева, 1999).

Несмотря на перспективность фенетического подхода к изучению популяций, в паразитологии он разработан очень слабо, а методы фенетики применяются крайне редко. Выделение дискретных (альтернативных) признаков и их изучение у паразитов носит пионерный характер и направлено преимущественно на выработку подходов и определения пригодности методов фенетики для популяционных исследований (Фортуна, 1987; Пугачев, 1988; Гиченок, 1995; Malashenko, Roymann, 1995). Первый этап этих исследований — описание фенетического разнообразия, оценка характера и масштаба изменчивости отдельных признаков, выявление полиморфных дискретных признаков, пригодных для популяционного анализа (Гиченок, 1995).

Методологической основой для изучения фенетики цестод рода *Proteocephalus* послужила работа Ганзелевой и др. (Hanzelova et al., 1995), сравнивших 2 близкородственных и морфологически близких вида *Proteocephalus longicollis* (син. *P. exiguus*) и *P. percae* — паразитов лососевидных рыб и обыкновенного окуня с использованием морфометрических, биохимических и цитогенетических методов. Оба вида оказались гетерозиготными по биохимическим показателям и полиморфными по форме члеников стробилы. Авторы показали также, что изученные виды различаются по 5 локусам энзимов эсте-

разы (EST), трансаминазы (GOT) и фосфоглюкомутазы (PGM) и частотой встречаемости форм члеников стробилы.

В дальнейшем представление о фенотипической разнокачественности *P. percae* и *P. longicollis* было расширено, установлена изменчивость формы головного конца и репродуктивных органов (семенников, желточников, лопастей яичника), изучена изменчивость и фенотипическая структура *P. torulosus* — паразита карповых рыб (Аникиева, 2000).

P. osculatus — паразит обыкновенного сома *Silurus glanis* L. Изучение *P. osculatus* представляет интерес как паразита единственного европейского представителя древнего и теплолюбивого семейства сомовых. Немногочисленные публикации о биологии этого вида содержат главным образом сведения о его встречаемости и особенностях жизненного цикла. Известно, что *P. osculatus* — специфичный паразит обыкновенного сома и широко распространен в Центральной и Южной Европе. Заражение сома в южных районах близко к 100 %. Интенсивность заражения хозяина имеет сезонные колебания, что связано с годичным циклом развития паразита (Дубинина, 1952; Фрезе, 1965; Scholz, Hanzelova, 1998).

Целью настоящей работы явилось изучение фенотипической структуры *P. osculatus*. В задачу исследований входило выделение дискретных признаков и изучение характера их изменчивости на разных этапах репродуктивного периода популяции паразита.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужила коллекция *P. osculatus* из европейского сома *Silurus glanis* Дагестана, любезно переданная в наше распоряжение Институтом паразитологии РАН (Москва). Изучали фенотипическую изменчивость признаков, характеризующих два не связанных между собой основных функциональных комплекса цестод: прикрепительный (форма головного конца) и трофико-репродуктивный (тип строения, форма и размер члеников, форма яичника и желточников, форма и расположение семенников) (Аникиева, 2000). Трофико-репродуктивные признаки анализировали в зоне половозрелых члеников стробил (со сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке). Учитывались стандартно (строго дорсовентрально) расположенные на препаратах особи.

В соответствии с сезонной динамикой численности *P. osculatus* материал был сгруппирован в две выборки. Первая — начало репродуктивного периода (май, $n = 49$ экз.), вторая — конец репродуктивного периода (июль, $n = 22$ экз.). Сопоставляя наличие форм признаков, их число и принадлежность к классам частот (Ларина, Еремина, 1982) были сформированы две матрицы размером n строк, умноженных на n столбцов, где n строк равно числу особей в выборке, а n столбцов — числу переменных (трофико-репродуктивных признаков). Первая выборка — 49 строк \times 4 столбца, вторая выборка — 22 строки \times 4 столбца. Для форм члеников, семенников и лопастей яичника использовалась бинарная шкала: формы *P1*, *T1*, *O1* отмечались как единицы (1), а формы *P2*, *T2*, *O2* — как двойки (2). Для размера члеников (PS) использовалась порядковая шкала: мелкие *SP1* — 1, средние *SP2* — 2 и крупные *SP3* — 3. Были привлечены различные методы статистического анализа: ранговой корреляции для определения попарной взаимосвязи между признаками; кластерный анализ — для оценки разнородности особей; анализ категоризованных — данных для проверки гипотезы о попарной независимости признаков; канонический корреляционный анализ (Андерсон, 1963; Кэндэл, 1975; Факторный..., 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате изучения морфологии *P. osculatus* была выявлена дискретная изменчивость следующих признаков: головного конца, половозрелых члеников, семенников и яйчника. Всего было выделено 12 форм: 3 — по форме головного конца (ланцетовидная — *S1*, ядровидная — *S2* и булавовидная — *S3*), 2 — по форме члеников (короткие широкие — *P1* и квадратные — *P2*), 3 — по размеру члеников (мелкие — *SP1*, средние — *SP2*, крупные — *SP3*), 2 — по форме семенников (округлые — *T1* и овальные — *T2*) и 2 по форме лопасти яйчника (треугольные — *O1* и прямоугольные — *O2*) (рис. 1). Отмечены отклонения в развитии стробил. Аномалии числа и формы половых структур присутствовали у 5 % стробил: отсутствие цирруса или, наоборот, двойной комплект в членике, смещение яйчника к центру членика, редукция лопасти яйчника, неполное разделение члеников. Перестройка формы члеников и яйчника в стробиле была обнаружена в 3 % случаев.

При ранжировании форм по классам частот и использовании порядковых номеров классов обнаружено, что в первой выборке преобладали средние классы частот (3—6), к которым принадлежало 80 % форм. К редкой форме (2-й класс) относилась только одна — булавовидная форма сколекса, к доминирующим (9-й класс) одна — треугольная форма лопасти яйчника. Вторая выборка характеризовалась преобладанием трех форм признаков: ланцетовидной формы сколекса, члеников короткой широкой формы и округлых семенников. Обе формы яйчника во

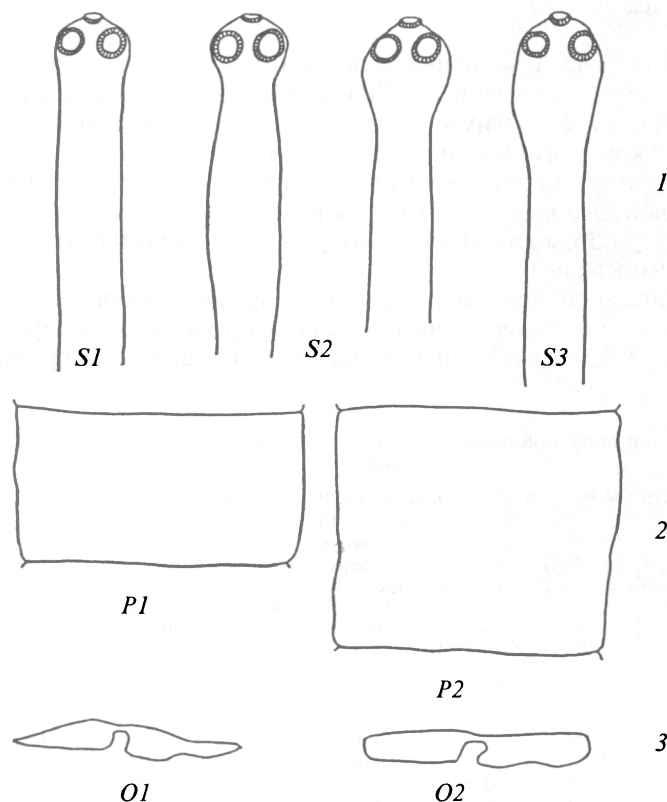


Рис. 1. Формы признаков *Proteocephalus osculatus*.

1 — форма головного конца: *S1* — ланцетовидная, *S2* — ядровидная, *S3* — булавовидная; 2 — форма члеников: *P1* — короткая широкая, *P2* — квадратная; 3 — форма лопасти яйчника: *O1* — треугольная, *O2* — прямоугольная.

Fig. 1. Variations of features *Proteocephalus osculatus*.

Таблица 1

Встречаемость форм и частот классов признаков в двух выборках *P. osculatus*
 Table 1. Frequency of variations of features in two samples of *P. osculatus*

Признак	Встречаемость форм в выборках, %		Класс частот	
	май	июль	май	июль
Сколекс, форма (<i>S</i>)				
ланцетовидная (<i>SL</i>)	47	80	5	8
ядровидная (<i>S2</i>)	37	11	4	2
булавовидная (<i>S3</i>)	16	9	2	1
Членик, форма (<i>P</i>)				
короткая широкая (<i>PL</i>)	55	73	6	8
квадратная (<i>P2</i>)	45	27	5	3
Членик, размер (<i>PS</i>)				
мелкий (<i>PS1</i>)	10	23	1	3
средний (<i>PS2</i>)	82	77	9	8
крупный (<i>PS3</i>)	8	0	1	0
Семенник, форма (<i>T</i>)				
округлая (<i>T1</i>)	42	82	5	9
овальная (<i>T2</i>)	58	18	6	2
Яичник, форма (<i>O</i>)				
треугольная (<i>OL</i>)	75	41	8	5
прямоугольная (<i>OL</i>)	25	59	3	6

второй выборке встречались с одинаковой частотой. Выборки различались также размерными показателями члеников. Первая выборка была более разнообразна и представлена особями с мелкими, средними и крупными члениками, во второй выборке особи с крупными члениками отсутствовали (табл. 1).

Оценка попарной независимости и взаимосвязи признаков (табл. 2) показала, что в первой выборке были взаимосвязаны две пары признаков, во второй — четыре. При этом для второй выборки были характерны более высокие показатели взаимосвязи.

Попарная табуляция признаков особей из первой выборки выявила тесную связь крупных и мелких размеров членика с его формой, а также с формой семенников и яичника. Членикам крупных размеров соответствовала короткая широкая

Таблица 2

Результаты оценки попарной независимости и взаимосвязи признаков *P. osculatus* из двух выборок

Table 2. Results of the analysis of pair-wise independence and relationship features of *P. osculatus* from two samples

Пары признаков	Вычисленное значение критерия $\chi^2(\chi_0^2)$	Вычисленный для χ^2 уровень значимости	Значение ранговой корреляции Кэндалла (r)	Вычисленный уровень значимости для r	Вычисленное значение критерия $\chi^2(\chi_0^2)$	Вычисленный для χ^2 уровень значимости	Значение ранговой корреляции Кэндалла ®	Вычисленный уровень значимости для r
	Выборка I				Выборка II			
<i>P, PS</i>	4.76	0.09	−0.3	0.03	<u>9.07</u>	0.003	<u>−0.64</u>	0.002
<i>P, T</i>	3.11	0.08	−0.25	0.08	1.83	0.18	−0.3	0.2
<i>P, O</i>	0.17	0.68	0.06	0.7	<u>5.71</u>	0.02	0.51	0.02
<i>T, PS</i>	4.7	0.09	0.3	0.03	1.44	0.23	0.26	0.24
<i>O, PS</i>	2.7	0.26	−0.23	0.1	<u>4.48</u>	0.03	<u>−0.45</u>	0.04
<i>T, O</i>	2.02	0.15	−0.2	0.16	1	0.008	<u>−0.6</u>	0.009

Примечание. Подчеркнуты значимые с 5%-ным уровнем вычисленные значения χ_0^2 (гипотеза о независимости отвергается) и значимые коэффициенты ранговой корреляции r .

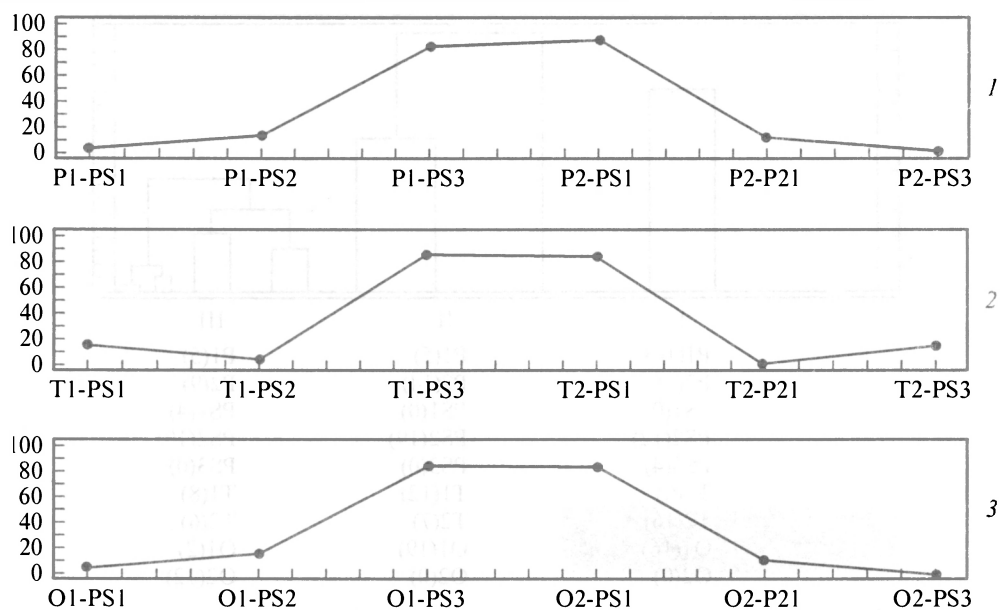


Рис. 2. Графическое представление попарной табуляции признаков *P. osculatus* из выборки I. 1 — форма и размеры членика; 2 — форма семенников и размеры членика; 3 — форма яичника и размеры членика; по оси абсцисс — признаки; по оси ординат — частота встречаемости одной формы признаков по отношению к общему числу форм другого признака, в %.

Fig. 2. Graphic representation of pair-wise tabulation of features of *P. osculatus* from sample I.

форма, овальные семенники и треугольная форма лопасти яичника. Членики мелких размеров имели округлые семенники и прямоугольную форму лопасти яичника. У гельминтов из второй выборки были взаимосвязаны средние размеры члеников и короткая широкая их форма, овальные семенники и треугольная форма лопасти яичника. Результаты табуляции выражены графически (рис. 2, 3).

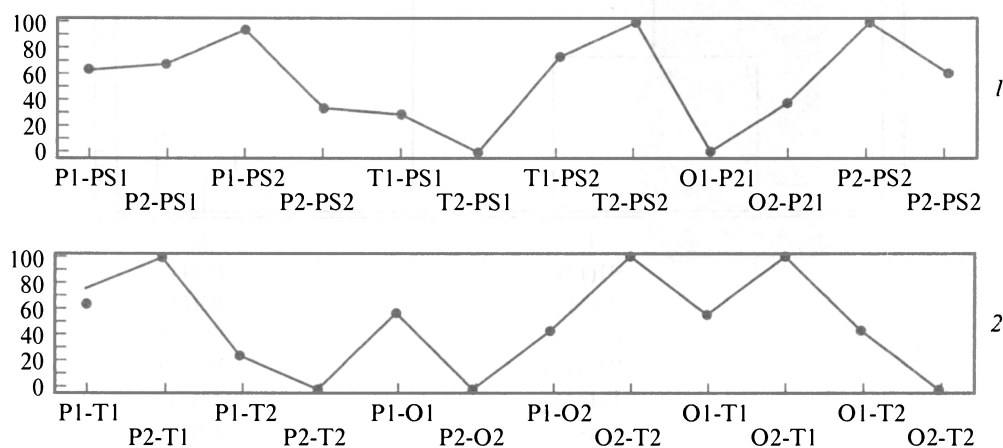


Рис. 3. Графическое представление попарной табуляции признаков *P. osculatus* из выборки II. 1 — форма членика и его размеры; 2 — форма членика и форма семенников, форма членика и форма яичника, форма яичника и форма семенников. Обозначения такие же, как на рис. 2.

Fig. 3. Graphic representation of pair-wise tabulation of features of *P. osculatus* from sample II.

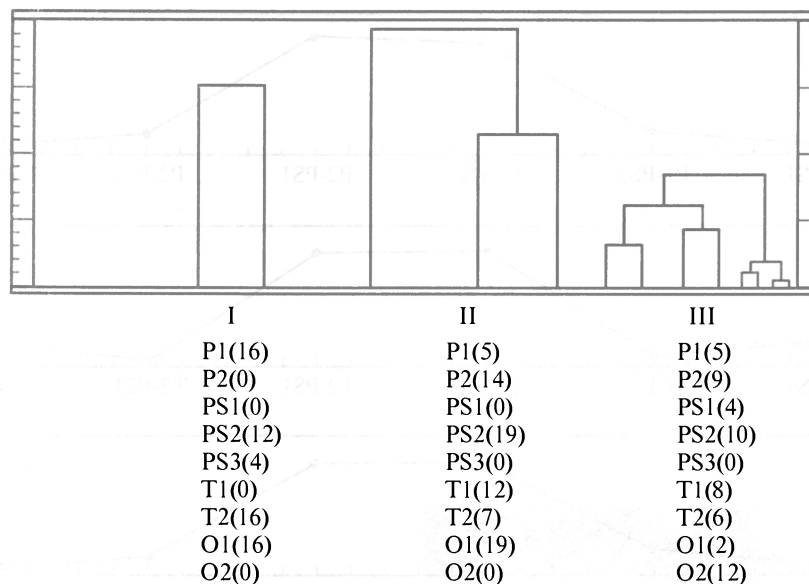


Рис. 4. Результаты кластерного анализа признаков *P. osculatus* из выборки I.

По оси абсцисс — кластеры и частоты встречаемости форм признаков (в скобках).

Fig. 4. Results of cluster analysis of features of *P. osculatus* from sample I.

При определении структуры разнородности гельминтов по совокупности 4 признаков с использованием кластерного анализа из первой выборки были получены 3 кластера (рис. 4). Первый кластер (33 % от числа особей в выборке) представляли особи с короткой широкой формой членика, овальной формой семенников и треугольной формой яичника. По размерному признаку к

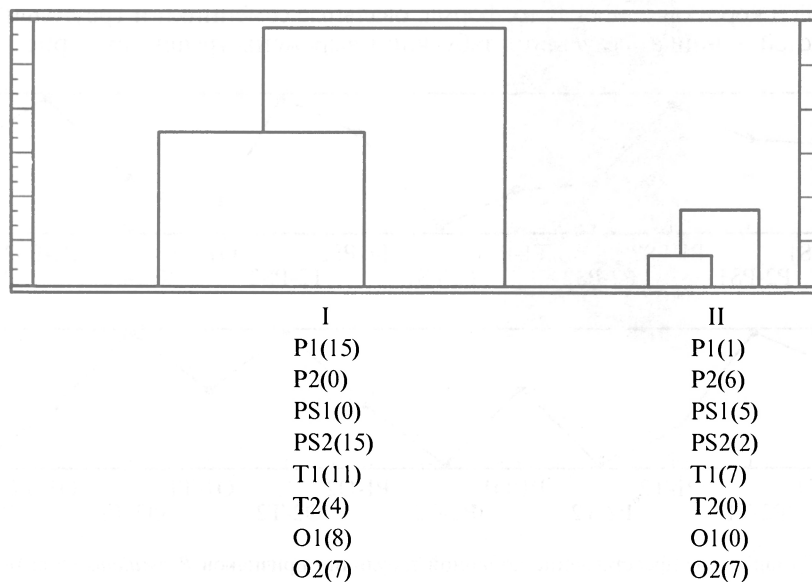


Рис. 5. Результаты кластерного анализа признаков *P. osculatus* из выборки II.

Обозначения такие же, как на рис. 4.

Fig. 5. Results of cluster analysis of features of *P. osculatus* from sample II.

Таблица 3

Канонические корреляции (Canr) между двумя группами переменных

Table 3. Canonical correlations (Canr) between two groups of variables

	Canr	Значение критерия Wilks Lambda	Значение критерия χ^2	Уровень значимости P
1	0.994086	0.00881754	18.924	0.0043
2	0.502333	0.747662	1.16322	0.559

этому кластеру принадлежали цестоды со средними размерами члеников и крупными. Второй кластер (38 % от числа особей в выборке) образовали особи со средними размерами члеников и треугольной формой лопастей яичника. Третий кластер (29 %) был сформирован из особей с прямоугольной формой лопастей яичника. В него также вошли все гельминты с мелкими размерами члеников. Вторая выборка состояла из двух кластеров (рис. 5). Первый (68% численности) был представлен особями с короткой широкой формой члеников, имеющими средние размеры и преимущественно округлую форму семенников. Второй кластер (32 %) объединил особей с округлыми семенниками и прямоугольной формой лопастей яичника. В него вошли гельминты с члениками мелких размеров, а также особи со средними размерами члеников квадратной и короткой широкой формой.

Для оценки сходства структур выборок были сформированы две группы переменных. В одну вошли частоты встречаемости форм признаков в кластерах из первой выборки (три переменные). В другую — частоты встречаемости форм признаков в кластерах из второй выборки (две переменные). Из табл. 3 следует, что между структурой изучаемых выборок существует сильная корреляционная связь (структуры близки). Судя по коэффициентам канонической переменной, в первой группе наибольшее влияние оказывают признаки, вошедшие в первый кластер: короткая широкая форма члеников и треугольная форма лопастей яичника.

Коэффициенты первой канонической переменной 1-й группы переменных (трех кластеров *P. osculatus* из выборки I)

Coefficients for the first canonical variable from group 1 of variables

1	0.948719
2	0.0262663
3	-0.0812679

Во второй группе — признаки 2-го кластера: округлая форма семенников и прямоугольная форма лопастей яичника.

Коэффициенты первой канонической переменной 2-й группы переменных (двух кластеров *P. osculatus* из выборки II)

Coefficients for the first canonical variable from group 2 of variables

1	0.169318
2	-0.935494

Знаки коэффициентов при переменных, вносящих наибольший вклад в сходство групп, были противоположны. Следовательно, для первой выборки *P. osculatus* характерна более высокая выраженность признаков *P1*, *SP3*, *T2*, *O1*, а для второй — *P2*, *SP1*, *T1*, *O2*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение фенотипической изменчивости *P. osculatus* показало, что популяция паразита в репродуктивный период имеет сложную фенотипическую структуру и разнокачественна по признакам, характеризующим основные функциональные комплексы цестод: прикрепления, трофики и репродукции. Применение различных методов статистического анализа позволило выяснить взаимосвязь экстерьерных (форма и размеры члеников) признаков с признаками внутренних структур (форма семенников и лопастей яичника). Наибольшей разнородностью обладают стробилы с короткими и широкими члениками, среди которых встречались представители всех трех размерных групп (мелкие, средние и крупные). Стробилы с члениками мелких и крупных размеров различались признаками репродуктивных органов: стробилы с крупными члениками имели овальную форму семенников и треугольную форму лопастей яичника, а мелкие — округлую форму семенников и прямоугольную форму лопастей яичника. Особи со средними размерами члеников характеризовались свободным варьированием форм признаков семенников и яичника. Размерная структура стробил с квадратными члениками более простая. Она представлена члениками только средних и мелких размеров. Мелкие размеры члеников взаимосвязаны с округлыми семенниками и прямоугольными лопастями яичника. Стробилы с члениками средних размеров так же, как и стробилы с короткими широкими члениками, характеризовались свободным варьированием форм внутренних органов. Судя по описаниям и рисункам *P. osculatus* из европейских сомов территории России (Фрезе, 1965), Чешской Республики и Венгрии (Scholz, Hanzelova, 1998), выявленная нами разнородность свойственна виду в пределах его ареала.

Как известно, фенотип — это совокупность всех внутренних и внешних структур и функций данной особи, развивающаяся как один из возможных вариантов в определенных условиях (Яблоков, Юсуфов, 1989). Разнокачественность особей является важным свойством любой популяции животных, а изменение степени и характера разнокачественности — существенная сторона динамики популяции (Поляков, 1975). Полученные нами данные по изменчивости *P. osculatus* на разных этапах репродуктивного периода его популяции, на наш взгляд, связаны прежде всего с адаптивными приспособлениями паразита к особенностям биологии хозяина. Период полового созревания *P. osculatus* (май—август) совпадает с сезонными изменениями биологического цикла хозяина — сома. Сом — малоподвижный донный хищник, одна из самых оседлых рыб. В течение всей жизни (десятки лет) почти круглый год сом живет в одной и той же яме. Весной с прогреванием воды (в начале апреля) он поднимается по реке, заходит при этом в пойму и пойменные озера, где нередко и нерестится. С середины июля после нереста сом возвращается в ямы. Весной и летом питание сома резко различается. Наиболее интенсивно сом питается весной. За это время индекс потребления составляет 74 % от всей пищи, съеденной за год. Основным объектом питания сома весной является вобла размером от 10 до 26 см. Летом сом слабо обеспечен пищей. Преимущественно это скатывающаяся с нерестилищ молодь рыб 3—5 см длины (Фортунова, 1962).

Важнейшей особенностью гельминтов является способность к длительному пребыванию на личиночной стадии и одновременному развитию, что удлиняет репродуктивный период популяции (Ieshko, Anikieva, 1992). Задержка особей на личиночной стадии и последующее их одновременное созревание приводят к тому, что отдельные группировки гельминтов развиваются при разных условиях внешней среды. Гельминты сома из первой выборки созрева-

ют при температуре воды 15° в период преднерестовой миграции хозяина, хорошо обеспеченного пищей. Гельминты из второй выборки развиваются при более высокой температуре (25°) и недостаточной кормовой базе физиологически неактивного хозяина (после нереста). Таким образом, фенотипическая структура *P. osculatus* и ее динамика в разные периоды репродуктивного цикла популяции определяются специфическими особенностями реагирования генотипа вида паразита на определенные условия среды в пределах его нормы реакции. Развитие майской группировки в благоприятных условиях сопряжено с более полной реализацией нормы реакции вида по сравнению с июльской, созревающей в значительно худших для вида условиях.

Перераспределение встречаемости и частот форм признаков *P. osculatus* в разных выборках отражают адаптивную неравноценность отдельных фенотипов к обитанию в разных экологических условиях. Полученные нами материалы позволяют предположить, что фенотипы *P. osculatus* с короткими широкими члениками более устойчивы к факторам среды, чем фенотипы с квадратными члениками. Они адаптированы к более широкому диапазону температур и обладают более высокой жизнеспособностью и устойчивостью к действию неблагоприятных факторов. Только среди гельминтов с короткими широкими члениками стробилы встречаются особи с крупными размерами члеников, которые коррелируют с общими размерами стробилы (Аникиева, 1992) и имеют соответственно более высокую плодовитость.

Полученные нами данные позволяют выделить два основных фактора, определяющие фенотипическую структуру *P. osculatus*. Первый — наследственная неоднородность состава, о чем свидетельствует характер изменчивости и наличие аномалий в строении особей. Второй фактор — особенности жизненного цикла паразита как интегрированное отражение его адаптивных связей с хозяином. Разнообразие внутривидовой структуры и лабильность составляющих ее частей являются одним из механизмов, способствующих поддержанию динамического равновесия популяции *P. osculatus* в меняющихся условиях среды обитания.

Авторы благодарят д. б. н. В. И. Фрезе (ИНПА, Москва) за предоставленный материал, ценные советы и помощь в работе.

Список литературы

- Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Статистика, 1963. 500 с.
- Аникиева Л. В. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidae) в озере Риндозере // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 389—395.
- Аникиева Л. В. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: Proteocephalidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. М., 2000. 73 с.
- Гиченок Л. А. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) из двух видов беломорских рыб // Зоол. журн. 1995. Т. 74, вып. 8. С. 15—26.
- Дубинина М. Н. Некоторые замечания по системе ленточных червей семейства Proteocephalidae La Rue и по их распространению в СССР // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1952. Т. 14. С. 281—302.
- Ларина Н. И., Еремина И. В. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М., 1982. С. 45—56.
- Кэндэл М. Ранговые корреляции. М.: Статистика, 1975. 216 с.
- Макоедов А. Н., Коротаева О. Б. Популяционная фенетика рыб. М., 1999. 279 с.
- Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М., 1975. 158 с.
- Пугачев О. Н. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949 // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяинных отношений. Петрозаводск, 1988. С. 103—109.
- Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. Под ред. И. С. Енюкова. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
- Фортунато М. Э. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб // Тр. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 161. С. 51—62.

- Фортунатова К. Р. Поведение хищных рыб в зависимости от экологии пищевых организмов (на примере сома и жереха) // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова. М., 1962. Вып. 42. С. 120—131.
- Фреze В. И. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., 1965. 538 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М., 1989. 335 с.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova M., Kralova I., Fagerholm H.-P. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae); morphology, isoenzymes, and karyotype // Can. J. Zool. 1995. Vol. 73. P. 1191—1198.
- Ieshko E. P., Anikieva L. V. Life tables of fish helminths and their analysis with the cestode *Proteocephalus percae* a specific parasite of the perch *Perca fluviatilis*, taken as an example // Ecological parasitology. St. Petersburg—Petrozavodsk. 1992. Vol. 1, N 1. P. 29—41.
- Malashenko A. A., Roytman V. A. A population phenetic analysis of morphological polymorphism in *Polystoma integerrimum* (Monogenea) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52, N 1. P. 57—61.
- Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. 1998. 118 p.

Институт биологии КФ РАН,
Петрозаводск, 185610

Поступила 20.05.2002

PHENOTYPE STRUCTURE AND ITS DYNAMICS AT DIFFERENT STAGES OF THE REPRODUCTIVE PERIOD OF PROTEOCEPHALUS OSCULATUS (CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE) — A PARASITE OF CATFISH (SILURUS GLANIS L.)

L. Anikieva, V. Kharin

Key words: fish parasites, phenotypic variability.

SUMMARY

Discrete variability of four *P. osculatus* characteristics descriptive of cestodes' major functional complexes: attachment and trophic-reproduction, was determined. Phenotypic diversity of *P. osculatus* from 2 samples collected at different stages of the population reproductive period was analysed. Unequal adaptation of phenotypes to the ambient conditions was hypothesised.